©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Aus dem II. Zoologischen Institut der Universität Wien (Vorstand Prof. Dr. W. Kühnelt)

Ein Beitrag zur Klärung der Rolle der Entladungen des elektrischen Organs im Verhalten von Gnathonemus petersii (Gthr. 1862) (Mormyriformes, Teleostei)

Von Karl Sänger

(Mit 8 Abbildungen)

(Vorgelegt in der Sitzung am 5. März 1971 durch das w. M. W. Kühnelt)

Die Bedeutung der Entladungen des elektrischen Organs für das Verhalten von *Gnathonemus petersii* wurde erstmals von Möhres 1957 beschrieben. Seither wurde *Gnathonemus petersii* Objekt sehr zahlreicher Untersuchungen, die sich in erster Linie mit der physiologischen Seite der elektrischen Phänomene, sowohl was die Produktion der Impulse als auch deren Rezeption betrifft, beschäftigen. Mandriota, Thompson und Bennett (1965) stellten die Rolle, die Entladungsunterbrechungen und Impulsfrequenzänderungen im Verhalten der Nilhechte spielen, in den Vordergrund. Man kann ferner bei bestimmten Verhaltensweisen charakteristische Frequenzbereiche der Entladungen feststellen (Sänger 1967). Moller 1970 bot *Gnathonemus moori* elektrische Fremdimpulse und stellte fest, daß der Fisch auf Reize im Schwellenbereich mit Anhalten seiner Entladungen antwortet, seine Entladungsfrequenz bei überschwelligen Reizen jedoch deutlich ansteigt.

Gnathonemus petersii produziert elektrische Impulse, die bei Haltungstemperatur (26,5°C) 280—300 μsec dauern. Die Spannung beträgt bei unbelastetem elektrischem Organ — also wenn man den Fisch ins Trockene bringt — je nach Größe des Tieres zwischen 7 und 17 V (Harder, Schief und Uhlemann 1964). Die im Wasser registrierbare Spannung hängt natürlich von der Versuchsanordnung ab. Bei den vorliegenden Untersuchungen wurden Span-

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

nungen zwischen 15 und 40 mV aufgezeichnet. Die Pulsfrequenz wechselt zwischen 5 und 50 Hz (HARDER, SCHIEF und UHLEMANN 1964).

Ausgehend von der unzweifelhaften Bedeutung der Entladungen für das Verhalten von *Gnathonemus petersii* soll in der folgenden Arbeit untersucht werden, wie die Fische auf unterschiedliche Entladungen verschiedener Frequenz, die aber innerhalb des von den Nilhechten produzierbaren Bereiches liegen, reagieren und welche Reaktionen „artfremde" Entladungen, also Impulsfolgen anderer schwachelektrischer Fische, hervorrufen.

Herrn Univ.-Prof. Dr. Wilhelm KÜHNELT möchte ich für die Überlassung des Themas und sein Interesse am Fortgang dieser Arbeit sowie deren ständige Förderung herzlich danken. Zu großem Dank verpflichtet bin ich Herrn Univ.-Doz. Dr. Harald NEMENZ für technische Hilfe sowie der Firma Siemens-Reiniger und deren Herren Ing. HAIDER und TABORSKY für die leihweise Überlassung eines Elektrokardiographen (Mingograph 14).

Tiermaterial und Haltung

Gnathonemus petersii (Gthr. 1862) kommt in Zentralafrika vor; im einzelnen wird angeführt: Nigergebiet, Old Calabar, Kamerun, Kongogebiet (BOULENGER 1898, PAPPENHEIM 1907, STERBA 1959). Für diese Arbeit standen 10 Tiere zur Verfügung (im Text als GP [= *Gnathonemus petersii*] 1 bis 10 bezeichnet). Die Fische wurden einzeln in 25-Liter-Aquarien gehalten. Die Becken waren mit abgestandenem Leitungswasser (elektr. Leitfähigkeit um 450 μS, p_H um 7,5) gefüllt, die Wassertemperatur lag zwischen 25 und 27°C. Als Versteckmöglichkeit wurden den Fischen halbierte Tonröhren, wie sie zur Wasserverdunstung an Zentralheizungsradiatoren verwendet werden, geboten. Diese Tonröhren werden von den Mormyriden gerne aufgesucht und beeinflussen das elektrische Feld, das die Tiere um sich aufbauen, so unwesentlich, daß ihr Einfluß bei der Auswertung der Entladungsregistrierung vernachlässigt werden konnte.

Methode

Die Versuchstiere befanden sich in den beschriebenen Haltungsbecken, die während der Untersuchungen, die sich bei jedem Fisch über zwei bis drei Monate erstreckten, zusammen mit der Registrierapparatur in einem begehbaren Faradaykäfig aufgestellt waren. An den Seiten der Aquarien waren die Elektroden, wie aus

Abb. 1 ersichtlich, angebracht. Die Elektroden bestanden aus 0,2 mm starken Aluminiumblechen, über deren Kanten aufgeschlitzte Plastikschläuche gezogen wurden, um Verletzungen der Fische an den scharfen Blechen zu vermeiden. Die Entladungen des elektrischen Organs der Fische wurden auf einem Elektronenstrahloszillographen (PHILIPS GM 3156/01) sichtbar gemacht und mit einer Registrierkamera (Recordine) gefilmt bzw. mit einem Direktschreiber (Mingograph 14) aufgezeichnet.

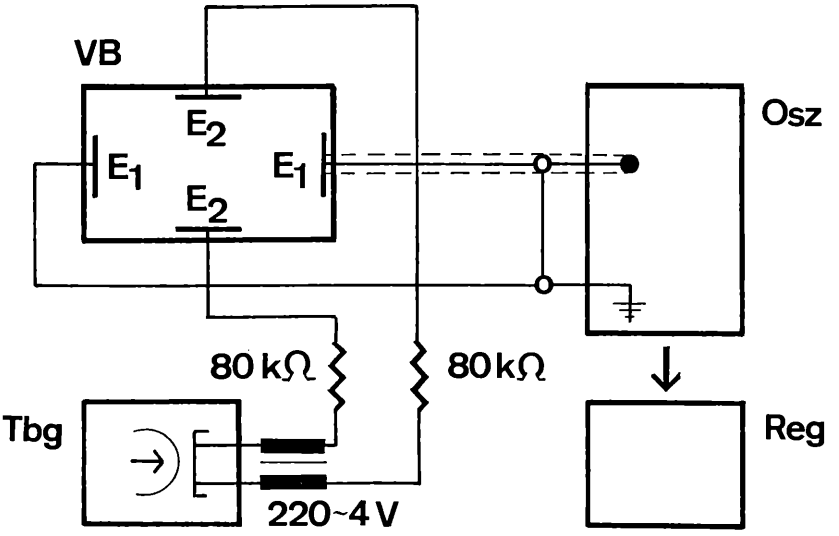

Abb. 1. Schaltbild der Versuchsanordnung bei der Wiedergabe von Fremdimpulsen. VB = Versuchsbecken mit den Elektrodenpaaren E_1 und E_2. Osz = Oszillograph. Reg = Registriergerät. Tbg = Tonbandgerät.

Um meßbare, gleichbleibende Attrappen der Impulse zu bekommen, wurden die Entladungen mehrerer Tiere während verschiedener Verhaltenssituationen auf Tonband aufgenommen. Der Mikrophoneingang eines Tonbandgerätes (UHER 4000 Report-L) wurde mit den Elektroden an den Schmalseiten der Haltungsbecken verbunden. Um eine bessere Anpassung der Impulse an den Eingangswiderstand des Gerätes zu erzielen, wurden ein Transformator (220/4 V) und zwei 80-kΩ-Widerstände (symmetrisch) zwischen Tonbandgerät und Elektroden geschaltet.

Da sich bei der späteren, verstärkten Wiedergabe Wechselstromeinbrüche, die trotz der Aufnahmen in einem Faradaykäfig

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

auftraten, sehr unangenehm bemerkbar machten, wurden die für die folgenden Versuchsserien verwendeten Attrappen während eines vollständigen Stromausfalls gemacht. Weitere Aufnahmen wurden, ebenfalls mit Batteriebetrieb, meist nach Mitternacht aufgezeichnet.

Für die Untersuchung der Reaktionen auf „gemischte" Attrappenfrequenzen, also Impulsfolgen bei verschiedenen Verhaltensweisen, wurden 22 Tonbandaufnahmen zu einer Folge zusammengeschnitten. Einzelaufnahmen wurden auf ein zweites Tonband überspielt, geschnitten und zu Endlosschleifen verbunden.

Bei der Wiedergabe der auf Magnetband aufgezeichneten Impulsfolgen befanden sich die Fische, denen diese Entladungen geboten wurden, in den beschriebenen Haltungsbecken. Zusätzlich zu den Elektroden an den Schmalseiten der Aquarien, die mit dem Oszillographen bzw. dem Elektrokardiographen verbunden waren (E_1 auf Abb. 1), wurden an Front- und Rückseite der Becken zwei weitere Aluminiumblechelektroden (E_2) mit Hilfe eines Stativs eingehängt. Die Elektroden waren gegenüber den Stativklemmen mit Korkplättchen isoliert. Das Elektrodenpaar E_2 wurde mit dem Lautsprecherausgang des Tonbandgerätes verbunden. Zwischen Tonbandgerät und Elektroden wurden wieder ein Transformator (220 V/4 V) und zwei 80-kΩ-Widerstände geschaltet. Durch Verstellen des Lautstärkenreglers konnte die Spitze—Spitze-Spannung der gebotenen Impulse reguliert werden.

Durch die Anordnung der Elektroden in den Versuchsbecken und die im Wasser vergleichsweise sehr geringe Stärke der Attrappenentladungen, deren Frequenz ja bekannt war, konnten die Entladungen der beobachteten Fische eindeutig von den gebotenen getrennt werden.

Bei der Auswertung der Registrierungen wurden jene Impulssequenzen, bei denen die Intervalle zwischen den Einzelpulsen (I_1, I_2 usw. in Abb. 2) gleich oder nur um maximal ¼ größer oder kleiner waren, zu einer Intervallgruppe (IG_1, IG_2 usw. in Abb. 2) zusammengefaßt und die Frequenz der Entladungen dieser Gruppen, in Hertz ausgedrückt, berechnet.

Die Fische befanden sich bereits mindestens eine Woche vor Beginn der Versuche in den oben beschriebenen Becken. Eine Eingewöhnungszeit ist vor allem auch deswegen unbedingt notwendig, weil natürlich Metallgegenstände, also auch die Elektroden, das elektrische Feld, das der Fisch um sich aufbaut, beeinflussen (Lissmann 1963, Möhres 1965). Elektrische Leiter rufen sofort nach ihrem Einbringen in das Aquarium heftige Reaktionen

hervor. Die Nilhechte beginnen die Metallgegenstände anzuimponieren. Dieses Imponieren klingt bald wieder ab und bereits nach einem Tag beachtet der Fisch die unbeweglich an der Wand des Aquariums angebrachten Metallstreifen nicht mehr.

Alle Untersuchungen wurden in der Zeit zwischen 17 und 21 Uhr, zur Zeit einer der Aktivitätsspitzen der Tiere, durchgeführt. Die Attrappen wurden jedem Tier zweimal pro Abend geboten; vor, zwischen und nach den Attrappenversuchen wurden die Entladungen der Mormyriden zusätzlich aufgezeichnet.

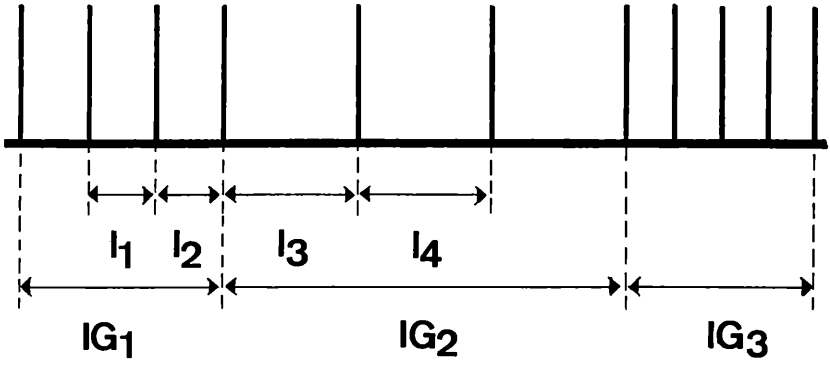

Abb. 2. Auszählung der Impulse. I_1, I_2 usw. = Intervalle zwischen den Einzelimpulsen. IG_1, IG_2 usw. = Intervallgruppen.

Ergebnisse:

I. Reaktionen auf arteigene Impulsfolgen gleichbleibender Frequenz und unterschiedlicher Impulsspannung

Für diese Untersuchungen wurden drei Serien von Entladungen, die während eines kurzen Animponierens (32,4 Hz), während langsamen Schwimmens (14,1 Hz) und während Ruhe (7,5 Hz) aufgenommen wurden, verwendet. Diese Impulsfolgen wurden den Versuchstieren mit Spannungen von 10 bis 50 mV bei einer Differenz von jeweils 10 mV geboten. Die Spannungsmessungen erfolgten an den Elektroden.

a) Frequenz der Entladungen:

Es stellte sich die Frage, wie *Gnathonemus petersii* auf eine über längere Zeit gleichbleibende Entladungsfolge eines „Eindringlings in sein Revier" reagiert. Bei der Analyse der „Antwort-

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

entladungen" wurden jene, die mit einer Frequenz von 20 und mehr Hz erfolgen, den Impulsfolgen mit weniger als 20 Hz gegenübergestellt. Vorversuche ergaben, daß jene 20-Hz-Grenze sehr deutlich die Entladungen bei Ruhe, deren höchste von mir beobachtete Frequenz bei 15 Hz und deren Mittelwert bei den für diese Versuche verwendeten Tieren bei 8,2 Hz (Streuung 4,0) lag, beziehungsweise bei langsamem Schwimmen (registrierter Maximalwert 22,5 Hz, Mittelwert 14,1 Hz, bei einer Streuung von 4,4) einerseits und andererseits bei Kampfverhalten (Minimalwert — ein einziges Mal registriert — 19,8 Hz, Mittelwerte bei Breitseitimponieren 31,3 Hz [Streuung 3,8] und Schwanzschlag 31,5 Hz [Streuung 4,7]) trennt. Alle bei Kampfverhalten ausgewerteten Impulsfrequenzen (77) liegen, mit der einen oben erwähnten Ausnahme, über 20 Hz, bei Ruhe und langsamem Schwimmen erfolgten 92,9% aller aufgezeichneten Impulsfolgen (178) mit weniger als 20 Hz. Fluchtverhalten wurde einige Male beobachtet. Registrierungen, während deren Durchführung die Fische dieses Verhalten zeigten, wurden nicht ausgewertet, da es in zu geringer Zahl vorkam. Futterappetenz und Komfortverhalten wurden während der Wahrnehmung von Fremdimpulsen nicht beobachtet.

Vergleicht man die höherfrequenten (über 20 Hz liegenden, also bei Kampfverhalten produzierten) und niedrigerfrequenten (unter 20 Hz liegenden, also bei Ruhe und langsamem Schwimmen erfolgenden) Antwortentladungen der Fische auf Einblendung von Fremdimpulsen mit Spannungen von 10 mV, so zeigen sich keine signifikanten Unterschiede zwischen den Reaktionen auf die einzelnen gebotenen Frequenzen (32,4 Hz, 14,1 Hz und 7,5 Hz). Wohl lagen die Frequenzen der Entladungen der Versuchstiere bei Attrappenfolgen von 7,5 Hz niedriger als bei den beiden anderen Aufzeichnungen, die Unterschiede waren aber unbedeutend. Bei 32,4 Hz betrug der Anteil der Reaktionen mit einer Frequenz über 20 Hz 42,17% aller Entladungen. Die entsprechenden Werte für 14,1 Hz und 7,5 Hz waren 41,39% und 31,60%. Erwartungsgemäß war der Anteil der Frequenzen über 20 Hz bei der Reaktion auf Impulse einer Spannung von 10 mV am geringsten.

Bei Einblendung von Impulsen mit Spannungen von 20 mV zeigen sich bereits deutliche Unterschiede der Reaktionen auf Attrappen verschiedener Frequenz. Bei den Entladungen bei Ruhe und langsamem Schwimmen steigt der Anteil der höherfrequenten Entladungen der Versuchstiere nur unwesentlich an (35,17% und 44,96%), bei Kampfattrappen ist er jedoch bereits deutlich höher (54,93%).

Noch deutlicher liegen die Verhältnisse bei Impulsspannungen von 30 mV. Während bei Ruheentladungen der Anteil der Impulsmuster mit Frequenzen über 20 Hz nur langsam ansteigt (36,62%), erreicht er bei Einblendung von Entladungsfolgen von 14,1 Hz 50,69% und von 32,4 Hz 87,36%.

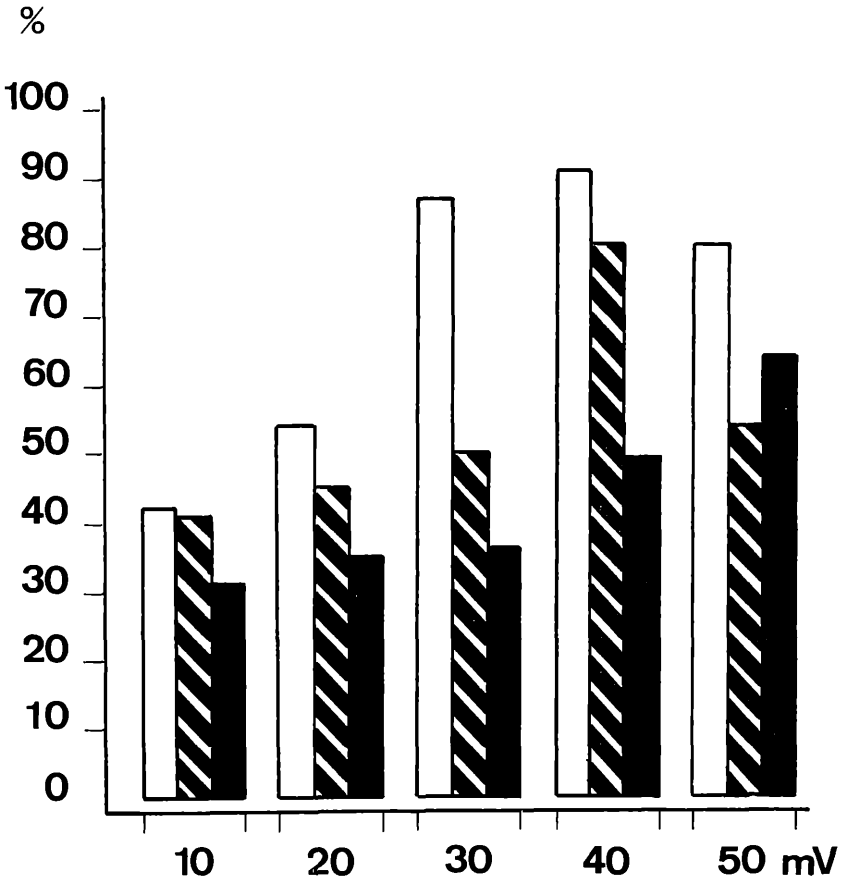

Abb. 3. Prozentanteil der Entladungen mit einer Frequenz von über 20 Hz bei Perzeption dreier Entladungsfolgen unterschiedlicher Impulsfrequenz und -spannung. Ordinate: Häufigkeit der Entladungen über 20 Hz bezogen auf die Gesamtheit der registrierten Impulse.

Abszisse: Spitze—Spitze-Spannung der gebotenen Impulse. Weiße Blöcke: Attrappenfrequenz 32,4 Hz; gestreifte Blöcke: 14,1 Hz; schwarze Blöcke: 7,5 Hz.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Bei Spannungen von 40 mV war der Prozentsatz der Entladungen über 20 Hz am höchsten (Reaktionen auf Ruheentladungen 49,07%, auf Entladungen bei langsamem Schwimmen 80,59% und auf Kampfentladungen 92,37%).

Wurden den Versuchstieren Spannungen von 50 mV geboten, so sanken die höherfrequenten Anteile der aufgezeichneten Impulsfolgen deutlich ab, mit Ausnahme der Reaktionen auf Ruheentladungen, die hier ihr Maximum erreichen. Reaktionen auf 7,5 Hz: 64,16%, auf 14,1 Hz: 54,57% und auf 32,4 Hz: 80,75%.

Parallel zur Registrierung der Entladungen wurde gezählt, wie oft die Versuchstiere während der Perzeption von Fremdimpulsen die Elektroden animponieren. *Gnathonemus petersii* zeigt ein sehr charakteristisches Breitseitimponieren, das folgendermaßen ausgeführt wird: Der Fisch steht parallel oder antiparallel zum Gegner, die unpaaren Flossen werden maximal gespreizt. Dabei kippt der Körper, der völlig steif gehalten wird, nach hinten um, bis die Körperlängsachse zur Ausgangsstellung einen Winkel von etwa 45° einnimmt. Seltener kippt der Körper nach vorne unten. Der dabei eingenommene Winkel ist jedoch wesentlich spitzer als beim Nach-Hinten-Kippen. Imponiert wird immer im freien Wasser. Aus dem Breitseitimponieren heraus erfolgt der Schwanzschlag, der immer aus einer waagrechten Körperhaltung ausgeführt wird. Sowohl Breitseitimponieren als auch — etwas seltener — Schwanzschlag werden bei Einblendung von Attrappenimpulsen den Elektroden gegenüber regelmäßig ausgeführt.

Bei einem Vergleich der Häufigkeit des Breitseitimponierens unter den oben beschriebenen Versuchsbedingungen war, wie zu erwarten, das Ergebnis den vorher dargelegten Resultaten sehr ähnlich. Wieder zeigte sich ein — hier noch deutlicheres — Maximum bei 40 mV und 32,4 Hz (viermaliges Animponieren der Elektroden in 10 Sekunden). Aber auch bei Attrappenfrequenzen von 14,1 und 7,5 Hz werden bei 40 mV Maximalwerte erreicht, bei 14,1 Hz allerdings gleich wie bei 30 mV. Auch hier erfolgt bei einer Spannung von 50 mV ein deutliches Absinken der Anzahl der Reaktionen.

b) Frequenzmuster:

Die Impulsfolgen, welche die Versuchstiere produzierten, während ihnen Fremdentladungen geboten wurden, zeigen bestimmte, zeitliche Abfolgen. Die Sequenz dieser wechselnden höher- und niedrigerfrequenten Entladungen wurde bei Einblendung von Impulsen konstanter Frequenz (32,4 Hz, 14,1 Hz und 7,5 Hz) und konstanter Spannung (40 mV) untersucht.

Als Folge der Perzeption aller gebotenen Impulsfolgen tritt häufig zu Beginn der Tonbandentladungen eine Unterbrechung der Entladungen der Versuchstiere auf. Bei den höherfrequenten Attrappen war diese Entladungsunterbrechung am seltensten festzustellen, bei 21,0% der Registrierungen setzten die Impulse bei Attrappen von 32,4 Hz fast sofort wieder ein (im Vergleich zu 13,7% bei allen ausgewerteten Registrierungen). Nach dieser Unterbrechung treten die Entladungen des Versuchstieres in meist relativ sehr hohen Frequenzen wieder auf.

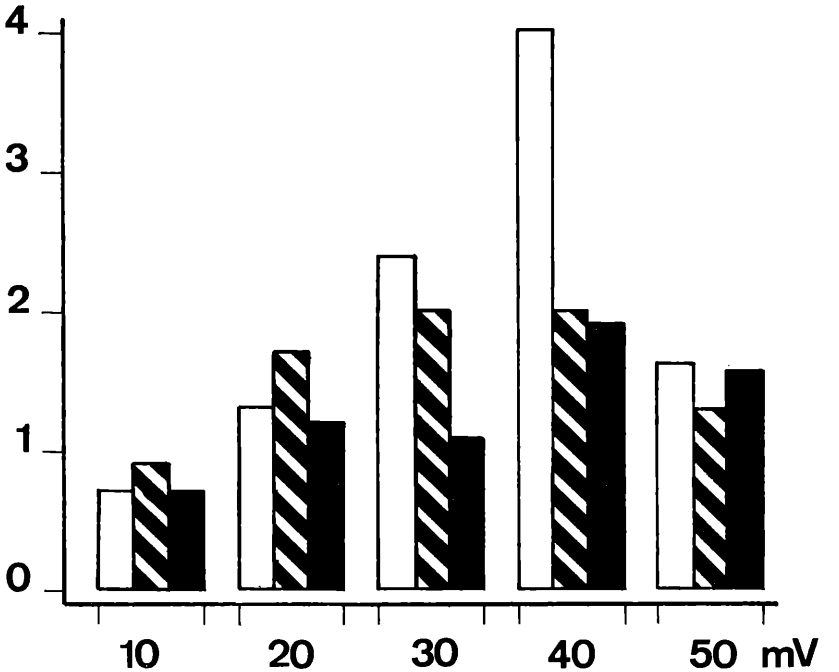

Abb. 4. Breitseitimponieren vor einer Elektrode bei Einblendung von Impulsen unterschiedlicher Frequenz und Spannung.
Ordinate: Anzahl der Reaktionen in 10 Sekunden; Abszisse: Spitze—Spitze-Spannung der Fremdimpulse. Weiße Blöcke: Attrappenfrequenz von 32,4 Hz; gestreifte Blöcke: 14,1 Hz; schwarze Blöcke: 7,5 Hz.

Während des Beginns der Attrappenimpulse, also während der Unterbrechung der Entladungen, steht der Fisch oft völlig ruhig in einem Unterstand. Dann beginnt er meist, unabhängig

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

von der Frequenzhöhe der gebotenen Reize, vor den Elektroden zu imponieren. In diese Periode fällt der fast immer, unabhängig von der gebotenen Attrappenfrequenz auftretende, relativ hochfrequente Entladungsabschnitt. Allerdings kommt es auch gelegentlich vor, daß die Entladungsfrequenz der Tiere steigt, bevor sie Imponierverhalten zeigen, also während sie noch völlig ruhig in den Tonröhren stehen.

Diese Phänomene treten ganz allgemein auf, sind also nicht von der Frequenz der gebotenen Attrappe abhängig. Daran schließt die „spezifische Reaktion", bei der unterschiedliche Antwortfolgen bei den einzelnen gebotenen Entladungsfolgen registriert werden konnten.

1. Reaktionen auf Entladungsfolgen bei Kampfverhalten: Nach der beschriebenen unspezifischen Frequenzerhöhung beruhigt sich der Fisch, das Imponieren wird für 5 bis 20 Sekunden unterbrochen. Die Frequenz der Entladungen sinkt deutlich, fast nie aber bis auf das Niveau von Ruheentladungen. Dann beginnt *Gnathonemus* wieder zu imponieren. Die Frequenz der dabei produzierten Impulse steigt während dieser kurzdauernden (2 bis 4 Sekunden) Periode stark an. Dann sinkt die Frequenz (2 bis 10 Sekunden), steigt ein- bis mehrmals und sinkt schließlich wieder. Dieser Vorgang wird meist mehrmals wiederholt.

2. Reaktionen auf Impulsfolgen bei langsamem Schwimmen: Das Muster der „Antwortimpulse" ähnelt dem der Reaktionen auf Kampfentladungen, die Zweigipfeligkeit ist jedoch nur mehr bei einem sehr geringen Teil der Registrierungen noch ausgeprägt.

3. Reaktionen auf Ruheentladungen: Hier zeigt die Frequenzkurve wesentlich mehr Gipfel, die in ihrer Abfolge nicht charakteristisch sind. Ein eindeutig ansprechbares Muster war bei den ausgewerteten Aufzeichnungen nicht feststellbar.

Änderungen bzw. Auftreten von Frequenzmustern bei verschiedenen Spannungen der gebotenen Impulse konnten nicht gefunden werden.

II. Reaktionen auf arteigene Impulsfolgen verschiedener Frequenz und Impulsspannung

Nach der Untersuchung der Reaktionen auf fortlaufende Impulse gleicher Frequenz sollten den Versuchstieren verschiedenfrequente Entladungsfolgen geboten werden. Es werden die Tiere unter natürlichen Verhältnissen nicht über längere Zeit völlig gleichfrequente Entladungen eines Partners wahrnehmen, sondern

höchstwahrscheinlich „gemischtfrequente“ Entladungen perzipieren.

Den Fischen wurde eine Folge von 22 Tonbandaufzeichnungen, die bei verschiedenen Verhaltensweisen aufgezeichnet wurde, mit Impulsspannungen von 15—20 mV, 25—30 mV, 35—40 mV, 45—50 mV und 55—60 mV (an der Elektrode gemessen, das entspricht einer Spannung von etwa 0,3/0,5/0,7/1,0/1,3 und 1,5 mV/cm in der Mitte des Aquariums) geboten. Im einzelnen setzt sich die Tonbandaufnahme aus folgenden Abschnitten zusammen: Abschnitt I: 3,4 Sekunden dauernde Entladungen bei Fluchtverhalten und anschließend eine Entladungsunterbrechung; II: 34,2 Sekunden langsames Schwimmen und Ruhe, mit einer kurzdauernden Frequenzerhöhung; III: 7,0 Sekunden Breitseitimponieren; IV 20,1 Sekunden langsames Schwimmen und Ruhe; V 1,5 Sekunden Imponieren; VI: 9,6 Sekunden Ruhe; VII: 3,1 Sekunden Flucht; VIII: 13,2 Sekunden vollständiges Aussetzen der Entladungen; IX: 6,4 Sekunden Imponieren.

1. Durchschnittliche Frequenzhöhe der Entladungen bei Perzeption einer Serie von verschiedenfrequenten Fremdimpulsen:

Bei dieser Versuchsserie wurde die durchschnittliche Frequenz der Antwortentladungen während der einzelnen Abschnitte der oben beschriebenen Tonbandserie verglichen.

Ganz allgemein erfolgt ein Abfall der Frequenzhöhe vom Beginn der von den Fischen produzierten Entladungsfolgen bis zum Ende der Tonbandfolge. Auf diese Ermüdungserscheinung soll später genauer eingegangen werden. Die Mittelwerte der errechneten Frequenzen fallen aber nicht kontinuierlich, sondern sind mit der Frequenzhöhe der Attrappe korreliert. Die Unterschiede sind nicht sehr bedeutend; möglicherweise laufen auch während der niedrigerfrequenten Attrappenabschnitte noch Reaktionen auf vorangegangene höherfrequente ab, da eine genaue Zuordnung der „Antworten“ technisch nicht möglich ist. Die starke Streuung der Werte ist auf das unterschiedlich rasche Einsetzen der Reaktionen der einzelnen Versuchstiere zurückzuführen.

2. Frequenzmuster bei Perzeption einer Serie von Fremdimpulsen unterschiedlicher Frequenz:

Auch bei diesen Untersuchungen sollte, wie es weiter oben bei den Reaktionen auf Serien gleichfrequenter Attrappenimpulse geschah, festgestellt werden, ob die Antwortimpulse der Fische in bestimmten, zeitlich gleichartigen Folgen ablaufen, also ob

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

auch hier auf gegebene Attrappen hinsichtlich ihrer Frequenz bestimmte Entladungsmuster auftreten.

Da diese Muster rechnerisch schlecht faßbar sind, wurden 34 Impulsfolgen, welche die Mormyriden während der Einblendung der erwähnten Tonbandimpulse produzierten, graphisch dargestellt. Ein Beispiel dazu zeigt Abb. 5. Von besonderem Interesse waren die Abschnitte mit Fremdimpulsfolgen höherer Frequenz, also bei Kampfverhalten und Fluchtverhalten gemachte Aufzeichnungen (Abschnitte I, III, V, VII und IX).

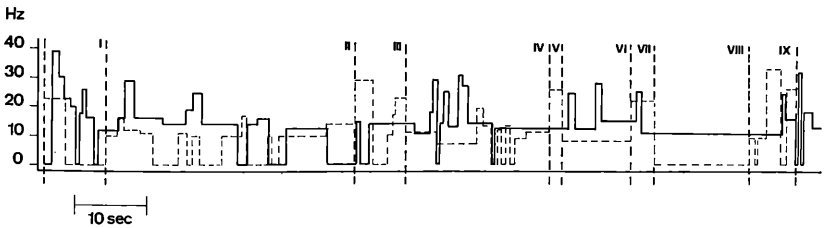

Abb. 5. Frequenzverlauf der Reaktionen auf die Impulse der Tonbandserie 1 (gestrichelte Linie = Frequenz der Tonbandimpulse, ausgezogene Linie = Frequenz der Impulse des Versuchstieres [GP 4]). Die Ziffern I—IX geben die einzelnen Tonbandabschnitte an. Spannung der Attrappenimpulse: 35—40 mV.

Eine sofort einsetzende Reaktion — in Form einer raschablaufenden Impulsfolge des Versuchstieres — trat bei Erhöhung der Attrappenimpulsfrequenz wohl gelegentlich, jedoch in zu geringer Anzahl um aussagekräftig zu sein, auf. Während (55,2%) oder nach (44,8%) der Perzeption der Kampf- und Fluchtattrappen setzen von seiten des untersuchten Fisches jene Reaktionen ein, die bereits bei der Besprechung der Antworten auf Attrappenimpulse gleichbleibender Frequenz erwähnt wurden, also eine, hier etwas weniger deutlich ausgeprägte, Zweigipfeligkeit des Frequenzverlaufes. Die niedrigerfrequenten Attrappenabschnitte (II, IV, VI) scheinen die Reaktionen auf die Kampf- und Fluchtentladungen nicht wesentlich zu beeinflussen, da diese, folgt den höherfrequenten Attrappen eine niedrigerfrequente bzw. setzen die Attrappenentladungen überhaupt aus (Abschnitt VIII), im wesentlichen ungestört ablaufen. Möglicherweise wechselten jedoch die einzelnen Attrappenabschnitte zu rasch, um deutlich unterscheidbare Reaktionen hervorzurufen.

III. Aussetzen der Entladungen bei Perzeption der ersten Fremdimpulse

Die bei dieser Versuchsserie festgestellten Werte entsprechen weitgehend jenen von MOLLER 1970 bei *Gnathonemus moori* gefundenen. Eine weitere Untersuchung, wie weit die anfängliche Entladungsunterbrechung von der Frequenz der gebotenen Impulse abhängt (den Fischen wurden fortlaufende Entladungsfolgen von 32,4 Hz, 14,1 Hz und 7,5 Hz geboten), zeigte keine Unterschiede der Dauer der Unterbrechungen.

IV. Ermüdung

Im folgenden sollte untersucht werden, wie rasch die Reaktionsintensität bei *Gnathonemus petersii* abnimmt. Den Versuchstieren wurde eine Impulsfolge von 32,4 Hz bei einer an der Elektrode gemessenen Spitze—Spitze-Spannung der Einzelimpulse von 30 mV geboten, also eine Attrappe, bei deren Einblendung bei den vorhergehenden Versuchen die Elektroden am häufigsten animponiert wurden· Diese Impulsfolge wurde den Fischen während 45 Minuten ununterbrochen geboten.

Bei der Auswertung wurden die Impulsmuster ausgezählt, die bei Schwanzschlag und, seltener ausgeführt, Rammstoß entstanden waren. Wie bereits erwähnt, liegt der Mittelwert der Entladungsfrequenz während des Schwanzschlags bei 31,5 Hz; die Streuung beträgt 4,7 Hz, ist also recht gering. Bei Rammstoß liegen alle gefundenen Werte noch höher (zwischen 48,0 Hz und 56,0 Hz. Mittelwerte konnten wegen der geringen Zahl eindeutig zuordenbarer Registrierungen nicht berechnet werden). Ferner erfolgt durch die Veränderung der Lage des elektrischen Organs des Mormyriden zur Elektrode eine sehr deutliche Änderung der Spitze—Spitze-Spannung der registrierten Einzelimpulse, da ja eine heftige Bewegung ausgeführt wird. Das Bild dieser Spannungsänderungen ist in Abb. 6 dargestellt. Wo die beiden Kriterien — deutliche Erhöhung der Entladungsfrequenz auf über 20 Hz und charakteristische Änderung der registrierten Impulsspannung — zutreffen, liegt mit sehr hoher Wahrscheinlichkeit Schwanzschlag oder Rammstoß vor. Die Zahl der beschriebenen Reaktionen wurde als Maß für die Ermüdbarkeit des Fisches für die gebotene Reizsituation verwendet.

Erwartungsgemäß ist die Anzahl der untersuchten Reaktionen in den ersten 15 Minuten am höchsten (5,7 Reaktionen pro Minute)

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

und sinkt dann mehr oder weniger kontinuierlich ab, bis nach etwa 40 Minuten die Versuchstiere nur mehr einmal pro Minute das beschriebene Verhalten zeigen.

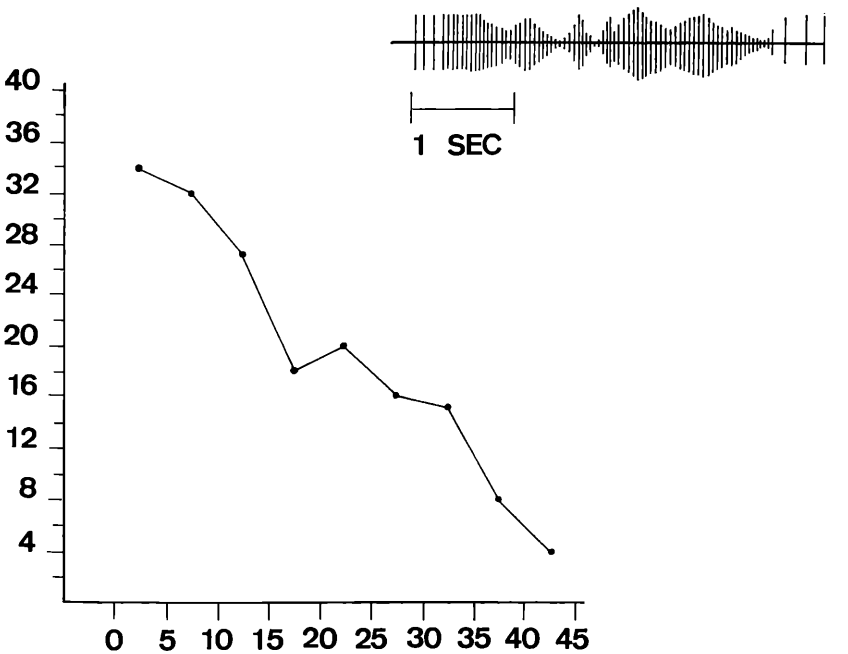

Abb. 6. Schwanzschlag und Rammstoß (kenntlich am rechts oben dargestellten Entladungsmuster) bei Dauerreiz über 45 Minuten. Frequenz der eingeblendeten Entladungen 32,4 Hz, Spannung 30 mV.
Ordinate: Anzahl der Reaktionen in 5 Minuten; Abszisse: Zeit in Minuten.

V. Reaktionen auf Entladungsfolgen artfremder schwachelektrischer Fische

Den Versuchstieren (GP 4, 7, 9 und 10) wurden in der beschriebenen Weise auf Magnetband aufgenommene Entladungsfolgen von *Petrocephalus bovei* (Cuvier & Valenciennes 1846) (Mormyridae) und *Steatogenes elegans* (Steindachner 1880) (Rhamphichthyidae) geboten. Die Impulsfrequenzen dieser Fische liegen in dem Bereich, der auch von *Gnathonemus petersii* produziert werden kann, die Entladungsmuster unterscheiden sich jedoch sehr wesentlich.

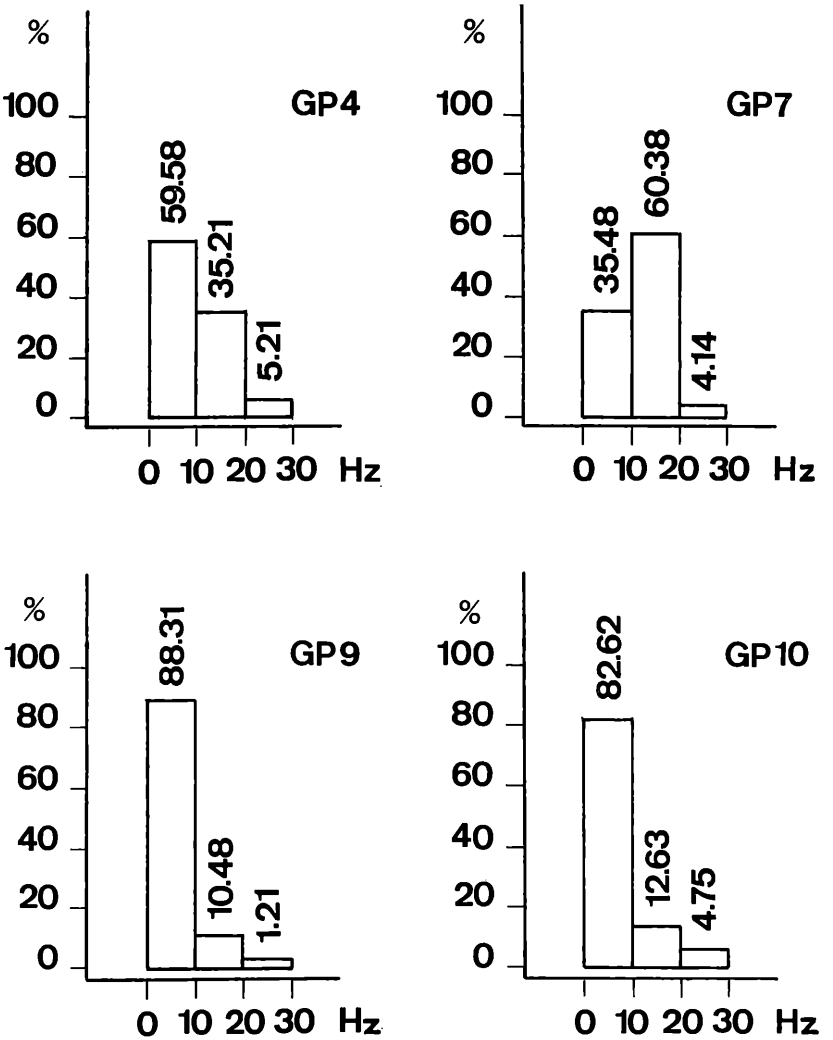

Abb. 7. Frequenzverteilung der Entladungen bei der Wahrnehmung der Impulsfolgen von *Petrocephalus bovei*.

Ordinate: Prozentsatz der Häufigkeit in einer Klasse (Klassenbreite = 10 Hz). Abszisse: Frequenz in Hz.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Die Entladungsfrequenz von *Petrocephalus bovei* ist deutlich niedriger als die von *Gnathonemus petersii*. Die Frequenz der aufgezeichneten Impulse liegt zwischen 5,0 Hz (langsames Schwimmen) und 14,0 Hz (Animponieren einer Elektrode). Die Impulse wurden mit einer Spannung von 30 mV (an der Elektrode) in die Versuchsbecken eingeblendet.

Die Versuchstiere unterbrachen ihre Entladungen bei der Perzeption der Petrocephalusattrappen relativ selten (28,85%). Eine Frequenzanalyse der Impulse ergab Werte, die noch unter denen der Reaktionen auf Ruheentladungen der eigenen Art lagen. 96,16% aller Entladungen haben eine Frequenz von weniger als 20 Hz (davon 66,49% zwischen 0,1 und 10,0 Hz und 29,67% zwischen 10,1 und 20,0 Hz). Nur 3,82% aller Entladungen erfolgten mit Frequenzen zwischen 20,1 und 30,0 Hz, höhere Impulsfrequenzen wurden nicht registriert. Individuelle Unterschiede traten auf, die Tendenz war jedoch deutlich.

Von den Entladungen abgesehen, reagierten die Versuchstiere kaum auf die Einblendung der Attrappen. Alle standen während der Perzeption der Petrocephalus-Entladungen ruhig in ihren Unterständen, Imponieren, auch angedeutetes, wurde nicht beobachtet.

Wesentlich anders als die der Mormyriden erfolgen die Entladungen von *Steatogenes elegans*. Sie sind nicht mit dem Verhalten des Fisches korreliert, sondern erfolgen davon unabhängig mit fast gleichbleibender Frequenz, die bei der verwendeten Aufzeichnung 42,0 Hz betrug. Auch diese Impulse wurden den Versuchstieren mit einer Spannung von 30 mV geboten. Eine Versuchsserie dauerte, wie auch bei Entladungen von *Petrocephalus bovei*, eine Minute.

Bei den Reaktionen der untersuchten Exemplare von *Gnathonemus petersii* war bei allen Tieren eine auffallende Häufung der Entladungsunterbrechungen festzustellen. Diese Unterbrechungen treten nicht nur bei Beginn der Wahrnehmung der Fremdimpulse, sondern sehr häufig auch später auf. Während 37,43% der Dauer aller Registrierungen setzten die Entladungen der Versuchstiere aus. Diese auffallende Häufung der Unterbrechungen wurde bei keiner anderen Reizsituation beobachtet.

Eine Frequenzanalyse ergab ein gehäuftes Auftreten der Entladungen mit einer Frequenz zwischen 10 und 20 Hz, wobei allerdings größere Unterschiede zwischen den einzelnen Individuen auftraten. Die Frequenz der Entladungen liegt jedoch deutlich tiefer als bei den Reaktionen auf Kampfverhalten von Gnathonemus, bei dem die Impulse mit vergleichbar hoher Frequenz erfolgen.

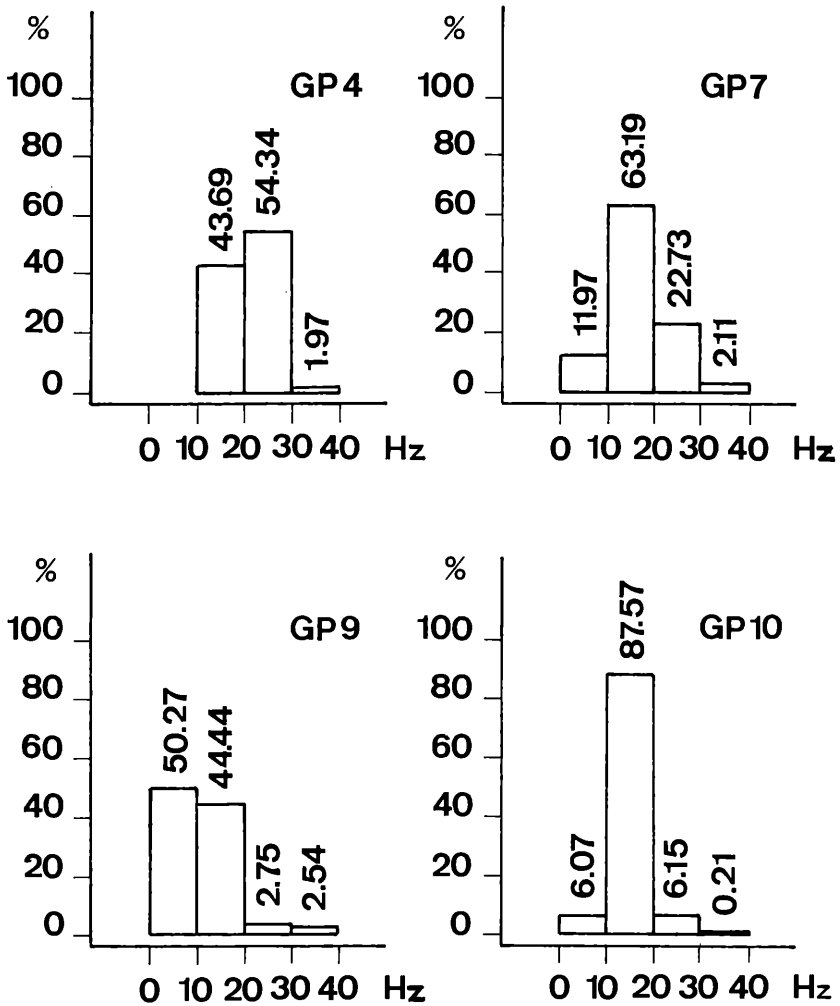

Abb. 8. Frequenzverteilung der Entladungen bei der Wahrnehmung der Impulsfolgen von *Steatogenes elegans*.

Ordinate: Prozentsatz der Häufigkeit in einer Klasse (Klassenbreite = 10 Hz). Abszisse: Frequenz in Hz.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Während der Wahrnehmung auch dieser Entladungsfolgen verhielten sich die Versuchstiere fast völlig ruhig, nur gelegentlich wurden die Elektroden, ganz kurz und undeutlich, meist nur durch kurzes Flossenspreizen, animponiert.

Diskussion

Wie bereits von Möhres 1965 betont wird, steht die Kundgebefunktion der Entladungen der Mormyriden außer Zweifel. Nach Moller 1970 antwortet *Gnathonemus moori* auf überschwellige Reize mit Frequenzerhöhung seiner Entladungen. *Gnathonemus petersii* scheint auch zwischen höherfrequenten — etwa den bei Kampfverhalten produzierten — und niedrigerfrequenten Ruheentladungen und Entladungen bei langsamem Schwimmen unterscheiden zu können und sie entsprechend zu beantworten. Dabei werden Impulsfolgen, die bei Kampfverhalten registriert und den Fischen mit entsprechenden Impulsstärken geboten werden, nicht nur einfach mit einer regellosen, höherfrequenten Impulssequenz beantwortet, sondern es tritt eine charakteristische Abfolge von höher- und niedrigerfrequenten Entladungen auf.

Interessant ist, daß die Versuchstiere auf Impulsfolgen von *Steatogenes elegans* und *Petrocephalus bovei* kaum reagierten. Bei Steatogenes spielt dabei wahrscheinlich die Frequenzkonstanz der Entladungen eine wesentliche Rolle, während die Impulse von *Petrocephalus bovei* wesentlich langsamer aufeinanderfolgen als die von *Gnathcnemus petersii*. Das legt die Vermutung nahe, daß Individuen verschiedener Mormyridenarten, die im gleichen Biotop vorkommen, die Entladungen des Artgenossen „erkennen" und von jenen artfremder unterscheiden können.

Zusammenfassung

1. Die Reaktionen von *Gnathonemus petersii* auf arteigene Impulsfolgen gleichbleibender Frequenz (bei Ruhe, langsamem Schwimmen und Kampfverhalten) wurden einer Frequenzanalyse unterzogen. Es zeigt sich ein signifikantes Maximum der Frequenz der Reaktionsentladungen bei Kampf- und ein ebenso deutliches Minimum bei gebotenen Ruheentladungen.

2. Bei den Reaktionen auf höherfrequente Attrappen war ein zweigipfeliger Frequenzverlauf feststellbar, die Reaktionen auf Entladungen bei langsamem Schwimmen und Ruhe zeigen diese Abfolge nicht mehr deutlich.

3. Der Einfluß der Spannung der Einzelimpulse, die mit 10, 20, 30, 40 und 50 mV den Versuchstieren geboten wurden, wurde untersucht. Es zeigt sich bei fast allen verwendeten Impulsfolgen ein Maximum der Reaktionsfrequenz bei 30 bis 40 mV Das Minimum liegt in allen ausgewerteten Fällen bei 10 mV.

4. Die Reaktionen auf arteigene Entladungsfolgen unterschiedlicher Frequenz — Ruhe bis Kampfverhalten — wurden registriert. Bei Einsetzen der Fremdimpulse, die bei Fluchtverhalten aufgezeichnet wurden, steigert das Versuchstier nach einer anfänglichen Entladungsunterbrechung die Frequenz seiner Impulse erheblich. Bei darauffolgenden Sequenzen abwechselnd höherer (Imponieren) und niedrigerer (Ruhe, langsames Schwimmen) Frequenz erfolgt eine deutliche Steigerung der Entladungsfrequenz während bzw. nach der Perzeption der höherfrequenten Attrappenimpulse.

5. Die Ermüdbarkeit der Reaktionen bei den wirksamsten Entladungsfrequenzen und -spannungen wurde festgehalten. Es wurde ein fast kontinuierliches Absinken der positiven Reaktionen von durchschnittlich 35 in den ersten 5 Minuten bis zu 5 nach 40 Minuten registriert.

6. Den Versuchstieren wurden Entladungen eines Vertreters einer anderen Mormyridenart, *Petrocephalus bovei*, die sich deutlich von denen eines *Gnathonemus petersii* unterscheiden, geboten. Die Impulse der untersuchten Fische erfolgten mit sehr niedriger Frequenz. Imponieren wurde nicht ein einziges Mal beobachtet.

7. Bei Perzeption von Impulsfolgen von *Steatogenes elegans* (Rhamphichthyidae), die von denen eines Mormyriden stark verschieden sind, wurden trotz der hohen Frequenz der gebotenen Impulse im wesentlichen relativ niedrigfrequente Entladungen registriert.

Literatur

BOULENGER, G. A., 1898: A revision of the genera and species of the fishes of the family Mormyridae. Proc. Zool. Soc. London 1898: 808.

CHAGAS, C. und A. PAES DE CARVALHO (Hrsg.), 1961: Bioelectrogenesis. Elsevier Publishing Comp., Amsterdam, London, New York, Princeton.

HARDER, W., 1968: Die Beziehungen zwischen Elektrorezeptoren, elektrischen Organen, Seitenlinienorganen und Nervensystem bei den Mormyridae. Z. vgl. Physiol. 59: 272—318.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

HARDER, W., A. SCHIEF und H. UHLEMANN, 1964: Zur Funktion des elektrischen Organs bei Gnathonemus petersii. Z. vgl. Physiol. 48: 302—332.

— 1967: Zur Empfindlichkeit des schwachelektrischen Fisches Gnathonemus petersii gegenüber elektrischen Feldern. Z. vgl. Physiol. 54: 89—108.

HARDER, W. und H. UHLEMANN, 1967: Zum Frequenzverhalten von Gymnarchus niloticus. Z. vgl. Physiol. 54: 85—88.

MANDRIOTA, F. J., R. L. THOMPSON und M. V. L. BENNETT, 1965: Classical conditioning of electric organ discharge rate in Mormyrids. Science 150: 1740—1742.

MÖHRES, F. P., 1957: Elektrische Entladungen im Dienste der Revierabgrenzung. Naturwissenschaften 44: 431—432.

— 1961: Die elektrischen Fische. Natur u. Volk 91: 1—14.

— 1965: Ausgewählte Versuche aus der Physiologie des tierischen Verhaltens. In: Schlieper, C.: Praktikum der Zoophysiologie. Verl. G. Fischer, Stuttgart.

MOLLER, P., 1970: Ein Beitrag zur Frage nach der Kommunikation unter schwach elektrischen Fischen (Gnathonemus moori, Mormyridae). Zool. Anz. Suppl. 33: 482—489.

PAPPENHEIM, F., 1907: Zur Variationsstatistik der Mormyriden. Mitt. Zool. Mus. Berlin 3: 341—368.

SÄNGER, K., 1967: Änderungen der Entladungsfrequenzen des elektrischen Organs bei verschiedenen Verhaltensweisen eines Nilhechts (Gnathonemus petersii). Experientia 23: 868.

STERBA, G., 1959: Süßwasserfische aus aller Welt. Verl. Zimmer & Herzog, Berchtesgaden.

SZABO, Th., 1963: Elektrorezeptoren und die Tätigkeit des elektrischen Organs der Mormyriden. Naturwissenschaften 50: 447.

— 1965: Sense organs of the lateral line system in some electric fish of the Gymnotidae, Mormyridae and Gymnarchidae. J. Morph. 117: 229—250.

SZABO, Th. und A. ROTH, 1967: Comportement des potentiels propagés dépendant de la modulation des potentiels récepteurs autoactifs des Knollenorgane. C. R. Acad. Sci. (Paris) 265: 807—809.